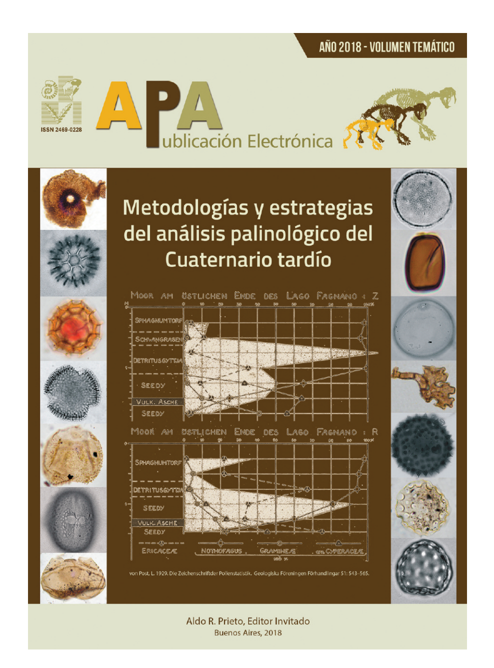


www.peapaleontologica.org.ar





APORTES DEL ANÁLISIS DE MACROFÓSILES VEGETALES A LA RECONSTRUCCIÓN PALEOECOLÓGICA EN RELACIÓN CON LOS REGISTROS POLÍNICOS DE TURBALES DEL HOLOCENO, PATAGONIA ARGENTINA

MARCOS E. ECHEVERRÍA[1]
MARÍA V. MANCINI[1]

[1]Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Universidad Nacional de Mar del Plata, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Laboratorio de Paleoecología y Palinología, Funes 3250, 7600 Mar del Plata, Argentina.

Para citar este artículo: Marcos E. Echeverría y María V. Mancini (2018). Aportes del análisis de macrofósiles vegetales a la reconstrucción paleoecológica en relación con los registros polínicos de turbales del Holoceno, Patagonia Argentina. En: A.R. Prieto (Ed.), *Metodologías y estrategias del análisis palinológico del Cuaternario tardío. Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina* 18 (2): 120–130.

Link a este artículo: http://dx.doi.org/10.5710/PEAPA.10.07.2018.250

APA Publicación Electrónica
ISSN 2469-0228
Año 2018 - 18(2): 120–130
ARTÍCULO

APORTES DEL ANÁLISIS DE MACROFÓSILES VEGETALES A LA RECONSTRUCCIÓN PALEOECOLÓGICA EN RELACIÓN CON LOS REGISTROS POLÍNICOS DE TURBALES DEL HOLOCENO, PATAGONIA ARGENTINA

MARCOS E. ECHEVERRÍA[1] Y MARÍA V. MANCINI[1]

[1]Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Universidad Nacional de Mar del Plata, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Laboratorio de Paleoecología y Palinología, Funes 3250, 7600 Mar del Plata, Argentina.
echeverriamarcos@hotmail.com; *mvmancin@mdp.edu.ar*

Resumen. Las reconstrucciones del pasado se tornan más objetivas si se considera el mayor número de indicadores posible. En especial, las reconstrucciones ambientales de los últimos 20.000 años son importantes para el entendimiento de la dinámica de los sistemas naturales. Los macrofósiles vegetales tienen características que complementan el análisis polínico, permitiendo una mejor reconstrucción de la vegetación cuando se estudian en conjunto. El registro de macrofósiles acredita la llegada y la colonización local de los taxones durante el Holoceno, mientras que el registro de polen proporciona información a nivel regional. Esta información es valiosa en la reconstrucción de la vegetación local y en la determinación de los cambios en el límite de los bosques. Con el interés de realizar comparaciones directas entre el contenido de macrofósiles vegetales y de polen provenientes del mismo testigo, se analizaron tres secuencias de turbales del área del Lago Argentino previamente estudiadas. Esta integración permitió realizar una reconstrucción local y regional de los cambios en la vegetación y condiciones paleoambientales para los últimos 13.000 años cal. AP. Estos resultados ilustran como el análisis de macrofósiles vegetales (análisis taxonómicos, tafonómicos y estadísticos) en combinación con el análisis polínico proporciona un mejor entendimiento de la historia de la vegetación del área del Lago Argentino, sudoeste de Patagonia.

Palabras clave. Polen. Macrorrestos vegetales. Mallín. Lago Argentino. Cuaternario tardío.

Abstract. CONTRIBUTION OF PLANT MACROFOSSILS ANALYSIS TO THE PALEOECOLOGY RECONSTRUCTION IN RELATION TO POLLEN RECORDS FROM HOLOCENE PEATLAND SEQUENCES OF PATAGONIA, ARGENTINA. Reconstructions of the past become more objective when the largest number of possible indicators is used. Environmental reconstructions of the last 20,000 years are important to understand the dynamics of natural systems. Plant macrofossils have features that complement pollen analysis, adding new dimensions when studied in conjunction. Plant macrofossils credit the arrival and local colonization of taxa during the Holocene, while pollen records provide information at a regional level. This information is valuable in the reconstruction of local vegetation and in the determination of changes in the tree line. In order to compare plant macrofossil and pollen from the same core, three peatland sequences from Lago Argentino area previously studied were analyzed. This integration allowed a local and regional reconstruction of vegetation and paleoenvironmental conditions for the last 13,000 cal. yr BP. These results provide an example of how plant macrofossil analysis (taxonomic, taphonomic, and statistical analysis) in combination with pollen analysis results in a better understanding of the vegetation history of Lago Argentino area, southwest Patagonia.

Key words. Pollen. Plant macroremains. Mire. Lago Argentino. Late Quaternary.

EN LA ACTUALIDAD el análisis polínico es la disciplina más utilizada para reconstruir la historia de la vegetación. Se ha demostrado su gran utilidad para inferir la historia paleobotánica, paleoecológica y paleoclimática de secuencias sedimentarias cuaternarias de todo el mundo (Van der Putten *et al.*, 2012). La importancia del estudio de los granos de polen comenzó hace *ca*. 100 años con los estudios de polen arbóreo a partir de distintos niveles de turba del sur de Suecia, realizados por Ernst Jakob Lennart von Post (Fries, 1966), los cuales demostraron no solo la utilidad de los diagramas polínicos sino también que el trabajo conjunto entre varios sitios permitía una visión de los cambios a nivel espacial y temporal.

La realización de diagramas polínicos a nivel continen-

tal y global provee una importante herramienta para el estudio de la dinámica de la vegetación. Sobre la base de la información de la composición de la vegetación del pasado y las demandas ecológicas de las comunidades, es posible dar una explicación acerca de las condiciones climáticas y ecológicas que prevalecieron en ese momento (Fægri e Iversen, 1989). Además, la aplicación del análisis polínico puede variar desde investigaciones que involucren estudios de patrones y procesos de la vegetación a escala anual o subdecadal hasta estudios sobre la dinámica de la vegetación a nivel continental durante los ciclos glaciales e interglaciales (Seppä, 2007).

Los estudios de macrofósiles vegetales comenzaron hace 150 años cuando el paleobotánico Alfréd Gabriel Nathorst investigó restos vegetales del Cuaternario en arcillas ubicadas debajo de una turbera del Holoceno del sur de Suecia (Nathorst, 1870). Continuó con sus investigaciones en diversas partes de Europa aportando información acerca de la vegetación post glacial (Tralau, 1963). Numerosos estudios de macrofósiles vegetales comenzaron a realizarse en Europa a partir de las investigaciones de Nathorst (Birks, 2014). Aun cuando estos estudios precedieron al análisis polínico, el desarrollo del diagrama polínico propuesto por von Post a principios del siglo XX y de las técnicas para el análisis polínico actual por Knut Fægri y Johannes Iversen en la década de 1950 provocaron el desinterés por el análisis de los macrofósiles vegetales (Birks y Seppä, 2010). Sin embargo, a mediados de la década de 1960, resurgió este interés promovido por William Arthur Watts y sus colegas del Centro de Investigaciones Limnológicas de la Universidad de Minnesota (USA) (Watts y Winter, 1966). Estos estudios abarcaron tanto técnicas de conteo como la presentación de los resultados en diagramas crono-estratigráficos sobre la base de estudios polínicos. Años más tarde, bajo la supervisión de Watts, comenzó sus estudios postdoctorales Hilary Helen Birks, quien investigó muestras actuales de 32 lagos de Minnesota (Birks, 1973), con una simple pregunta: ¿Qué nos dicen los macrofósiles sobre la vegetación? Ha sido pionera en los estudios de múltiples indicadores, involucrando polen, macrofósiles vegetales, moluscos y diatomeas, ha escrito sobre metodologías, resúmenes, atlas y libros acerca del estudio de los macrofósiles vegetales en el Cuaternario (Birks, 1980, 1994, 2001, 2007, 2008, 2013; Birks y Birks, 1980, 2003, 2006).

El término macrofósil se usa para identificar partes de las plantas que son suficientemente grandes para ser vistas sin gran magnificación, y pueden ser incorporadas a los depósitos de un lago o turbera (Birks y Birks, 1980). Los macrofósiles vegetales no solo incluyen semillas o frutos, sino también partes vegetativas como hojas, cutículas, escamas, pérulas, anteras, partes florales, tallos, rizomas y maderas.

El análisis de macrofósiles vegetales tiene ciertas características que lo convierten en una herramienta sumamente útil en la reconstrucción de los ambientes del pasado, debido a que: (1) brindan información de aquellos taxones con baja producción polínica (*e.g.*, *Embothrium coccineum* J.R. Forst & G. Forst), o de aquellos que producen granos de polen frágiles que no logran fosilizarse (*e.g.*, *Juncus* spp.), o que no producen microfósiles fácilmente distinguibles a nivel de género o familia (*e.g.*, Bryophyta, Pteridophyta, Charophyta); (2) son relativamente pesados y por lo tanto, en general, no se dispersan a grandes distancias de la planta parental, permitiendo una mejor representación de la composición de la vegetación local. Entonces, si se encuentran restos vegetales en la secuencia sedimentaria se puede suponer que esas plantas formaron parte de la vegetación local, o al menos estuvieron presentes no muy lejos del punto de extracción de la secuencia. Esta información es valiosa en la reconstrucción de la vegetación local y en la determinación de los cambios en el límite de los bosques, los cuales se encuentran bajo control climático (Birks y Birks, 2003); y (3) permiten, frecuentemente, la identificación de los restos con gran precisión taxonómica. Esto constituye una ventaja frente a las limitaciones en las determinaciones de los granos de polen, los cuales usualmente solo se pueden determinar a nivel de familia o género.

Por otro lado, los macrofósiles vegetales presentan ciertas características que representan una limitación al momento de realizar reconstrucciones paleoambientales a partir de una secuencia sedimentaria porque: (1) son producidos en pequeñas cantidades en comparación con el polen, generando problemas cuando se toma la muestra debido a que es necesario utilizar un muestreador de gran diámetro. No siempre es sencillo obtener testigos de gran diámetro, especialmente de los lagos (Birks y Birks, 1980); (2) el con-

tenido de macrofósiles en una muestra de una secuencia es diferente al de otra muestra contemporánea de otra secuencia muy cercana, debido a que los macrofósiles son transportados a corta distancia. Por lo tanto, no es correcta la utilización de este indicador por sí solo para las reconstrucciones regionales ni para la correlación estratigráfica; y (3) es necesario tener en cuenta ciertas variables como la tasa de producción del resto por parte de la planta, la transportabilidad, la tasa de germinación de las semillas, si estas son fuente de alimento de algún animal, entre otras (Birks y Birks, 1980).

Los datos de macrofósiles tienen ciertas características que ocasionan problemas para el análisis numérico y su interpretación. Estos datos, que frecuentemente presentan numerosos valores cero, dificultan la interpretación paleoecológica. En el caso de los macrofósiles vegetales, los valores no-cero siempre reflejan una presencia verdadera de la vegetación local (inferencia verdadera), en contraste con los datos polínicos donde los valores no-cero suelen reflejar la presencia de taxones locales o regionales (verdadera presencia y por lo tanto inferencia verdadera) o de taxones extra-regionales (falsa presencia y por lo tanto falsa inferencia) (Davis, 2000). De esta manera, es posible inferir que el espectro polínico proporciona información a nivel local, regional y extra-regional de los taxones, mientras que el registro de macrofósiles atestigua la llegada y la colonización local de ciertos taxones a través del tiempo. Por lo tanto, a partir de lo inferido del análisis de macrofósiles vegetales y polínico de las secuencias fósiles, es posible establecer cómo ha ido cambiando la composición de la vegetación de los turbales y el ambiente circundante durante el Holoceno.

Así, el estudio de macrofósiles vegetales aporta información complementaria al análisis polínico, añadiendo mayor precisión en la reconstrucción cuando se estudian en conjunto (Watts y Winter, 1966; Birks, 1980; Birks y Birks, 2003). En las últimas décadas los estudios de múltiples indicadores que involucran análisis de macrofósiles vegetales han mostrado un gran desarrollo, y por lo general se encuentran asociados con el análisis polínico. La incorporación del análisis de macrofósiles vegetales al análisis polínico aporta información más detallada de la composición de la vegetación local y, por lo tanto, una reconstrucción ambiental y climática más precisa. Las investigaciones combinadas de polen con macrofósiles vegetales han sido particularmente fructíferas en el estudio de la migración y la sucesión de taxones de árboles durante el Holoceno (Birks, 2008).

El sur de Patagonia presenta una situación particular para reconstruir las condiciones paleoambientales y paleoclimáticas del Cuaternario por su ubicación geográfica y sus características fisiográficas y climáticas. Los estudios paleoecológicos han brindado información de los cambios de la vegetación y del clima durante el Cuaternario tardío con diferente resolución espacial y temporal centrándose principalmente en áreas como el bosque, el ecotono bosque-estepa o la estepa graminosa (*e.g.*, Schäbitz, 1991; Huber y Markgraf, 2003; Mancini, 2007, 2009; Villa-Martínez y Moreno, 2007; Moreno *et al.*, 2009; Tonello *et al.*, 2009; Wille y Schäbitz, 2009; Bamonte y Mancini, 2011; Sottile *et al.*, 2015).

La Patagonia ha sido el foco de numerosos estudios importantes con interpretaciones a escala global. Sin embargo, aún se requiere de nuevos registros paleoecológicos y paleoclimáticos que involucren la mayor cantidad de indicadores posibles (*e.g.*, el estudio de macrofósiles vegetales), para comprender la dinámica de la vegetación, asociada a los cambios climáticos ocurridos en el continente sudamericano durante el Cuaternario tardío. Los estudios paleoecológicos del Cuaternario tardío abocados a la reconstrucción de la vegetación a partir de la identificación y determinación de restos vegetales aún son escasos en Patagonia.

Moore (1978) fue pionero en este tipo de trabajos, dando una información muy valiosa de los macrofósiles vegetales derivados de la cueva del Milodón (Última Esperanza, Chile). En secuencias sedimentarias continuas se destacan los estudios realizados por Van der Putten *et al.* (2004) en las Islas Georgias del Sur (Océano Atlántico) y los trabajos de Dmitri Mauquoy y colaboradores, quienes estudiaron indicadores múltiples en turberas de Tierra del Fuego para la reconstrucción del clima del Holoceno, con énfasis en el Periodo Cálido Medieval y la Pequeña Edad de Hielo (Mauquoy *et al.*, 2004; Chambers *et al.*, 2007). También, se destaca el trabajo de Markgraf y Huber (2010) quienes analizaron el contenido de musgos y de raíces de la secuencia Río Rubens (Chile).

Con el objetivo de destacar los aportes del análisis de

macrofósiles vegetales como herramienta en las reconstrucciones paleoecológicas del Holoceno de Patagonia, a partir de secuencias provenientes de turbales, se resumieron y compararon los resultados del contenido de macrofósiles y de polen proveniente de tres secuencias del área del Lago Argentino, previamente estudiadas (Fig. 1).

El primer registro utilizado en la comparación es la secuencia Cerro Frías (Mancini, 2009; Echeverría, 2016), la cual fue extraída de un mallín de gran extensión al este de la Península de Magallanes (Fig. 1). Este mallín está rodeado por una estepa graminosa de *Festuca pallescens* (St. Yves) Parodi, a 2 km al este del límite con el bosque de *Nothofagus pumilio* (Poepp. & Endl.) Krasser, el que cubre la Península de Magallanes. Con el objetivo de comprender la dinámica de la vegetación postglacial, se consideró para este estudio el periodo comprendido entre 13.500 y 7.500 años cal. AP.

Las otras dos secuencias que fueron consideradas se encuentran ubicadas en la ladera este de la Península Avellaneda (Fig. 1). La secuencia Península Avellaneda Alto fue extraída de una turbera asociada a un lago, está ubicada a 460 m s.n.m., y fue estudiada previamente por Sotille (2014) y Echeverría (2016). La segunda tercer Península Avellaneda Bajo, la cual se obtuvo de un mallín localizado a 215 m s.n.m., fue estudiada por Echeverría *et al.* (2014) y Eche-

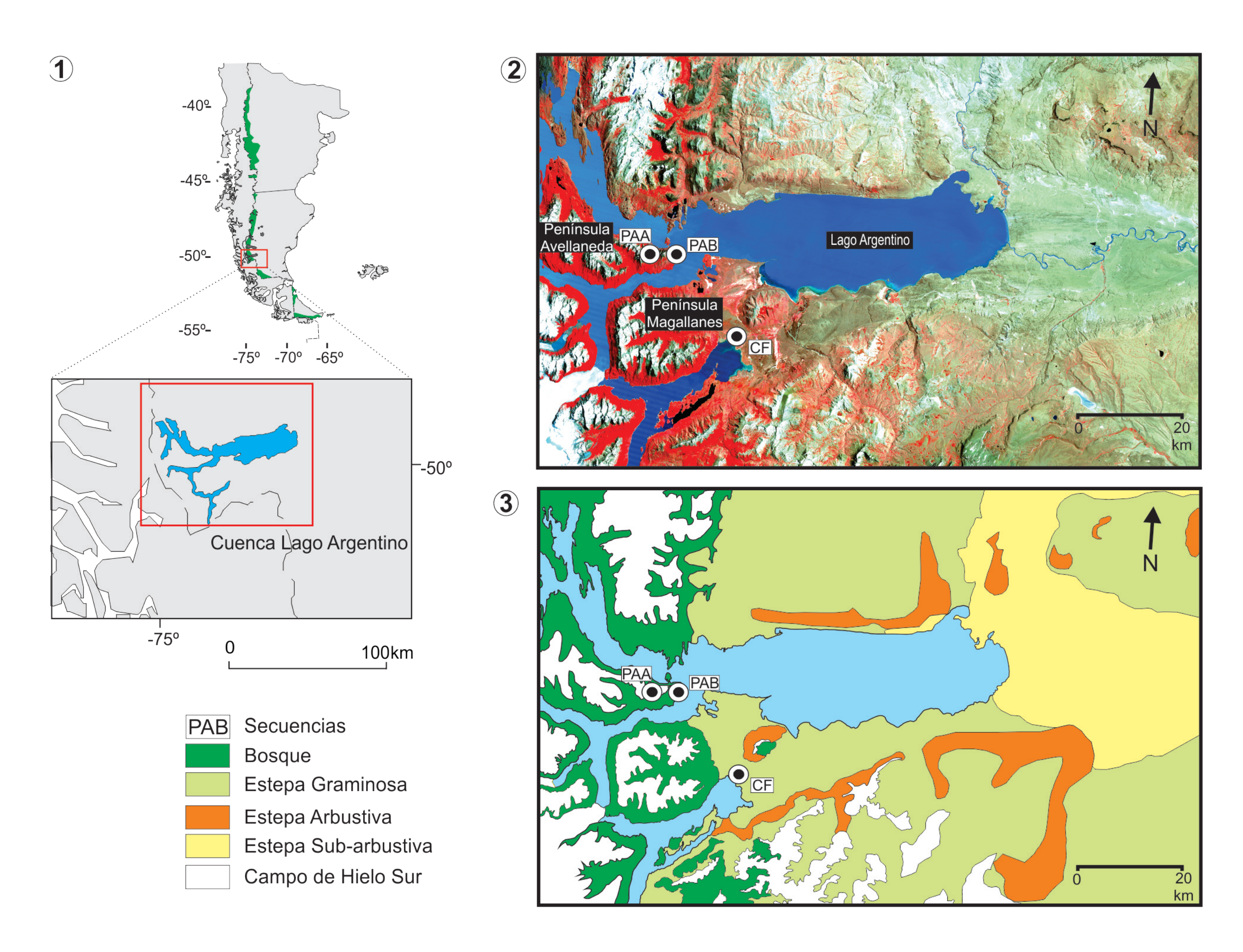


Figura 1. Localización del área de estudio: **1,** Patagonia con el área de distribución de *Nothofagus* y la cuenca del Lago Argentino; **2,** Imagen de satélite falso color (Plataforma Landsat 5, sensor TM) del área del Lago Argentino, se muestra la ubicación de los sitios estudiados; **3,** unidades de vegetación del Lago Argentino (modificado de Echeverría *et al.*, 2014). Secuencias estudiadas; **CF,** Cerro Frías; **PAA,** Península Avellaneda Alto; **PAB,** Península Avellaneda Bajo.

verría (2016). El extremo este de la Península Avellaneda está cubierto actualmente por una estepa arbustiva de *Mulinum spinosum* (Cav.) Pers, *Berberis* sp., *Escallonia* sp., *Gaultheria* sp. y *Embothrium coccineum*. Esta estepa arbustiva es producto de un proceso sucesional luego de la ocurrencia de un incendio que afectó gran parte del extremo oriental de la península en la década de 1950 (Pérez Moreau, 1959). Sin embargo, aún persisten parches de bosques de *Nothofagus pumilio*, *N. antarctica* (G. Forst.) Oerst. y *N. betuloides* (Mirb.) Oerst. en el margen sudeste de la península.

ANÁLISIS DE MACROFÓSILES VEGETALES

Con el objetivo de destacar la importancia de la técnica del estudio de los macrofósiles vegetales, se detalla a continuación la metodología para su análisis.

Los métodos estándares de procesamiento de macrofósiles vegetales han sido discutidos por varios autores (Walker y Walker, 1961; Janssens, 1983; Barber, 1993; Mauquoy *et al.*, 2010; Savoretti *et al.*, 2017). En general, no hay diferencia entre los métodos y solo varían en el volumen de la muestra a analizar, el tamaño de la malla de los tamices utilizados en la separación de los macrofósiles y en el método de conteo. Por lo tanto, es posible detallar para la recuperación de macrofósiles vegetales los siguientes pasos: (1) sub-muestrear la secuencia a diferentes niveles (generalmente los mismos que para el análisis polínico), tomando todo el material disponible en cada profundidad (*e.g.*, 1 cm de espesor). Para realizar los análisis cuantitativos, el volumen de muestra se mide mediante el desplazamiento de agua a partir de un volumen conocido; (2) degradar aquellas sub-muestras ricas en arcilla sumergiéndolas en pirofosfato de sodio ($Na_4P_2O_7$), hidróxido de sodio (NaOH) o ácido clorhídrico (HCl) diluido durante 1 h; (3) lavar las sub-muestras suavemente a través de dos tamices de 125 y 250 μm de diámetro de malla, con agua destilada. Algunos investigadores utilizan un único tamiz de 250 μm, pero esto provoca la pérdida de ciertos restos. El residuo se coloca en un recipiente plástico y se lo mantiene en cámara fría hasta su análisis. El sobrenadante puede ser utilizado para el análisis polínico; (4) suspender pequeñas cantidades del residuo en 2–3 mm de agua en una placa de Petri para realizar la identificación de los restos vegetales examinándolos sistemáticamente bajo una lupa a 12x de aumento, hasta completar toda la sub-muestra. Por último, los macrofósiles recuperados son recogidos y ordenados, identificados, contados y tabulados.

El material es identificado mediante la comparación con atlas de referencia global, y con colecciones de referencia con material recolectado durante los trabajos de campo. Es de gran importancia la construcción de una colección de referencia con restos provenientes del área de estudio. Además, el estudio de la vegetación actual permitirá una correcta comparación y determinación de los macrofósiles. Para una mejor identificación, se suele recurrir al uso del Microscopio Electrónico de Barrido (MEB). No siempre se puede contar la totalidad de los macrofósiles en una sub-muestra, por lo tanto, aquellos restos muy abundantes, como por ejemplo de briofitas y epidermis de gramíneas, son estimados mediante valores ordinales, asignándoles números enteros del 1 al 5 según su frecuencia de aparición: 1= raro, 2= ocasional, 3= frecuente, 4= común, 5= abundante (Mauquoy *et al.*, 2010). Recientemente, Savoretti *et al.* (2017) han desarrollado una metodología para el análisis cuantitativo de macrorrestos de briofitas, utilizando la digitalización de imágenes de las muestras y de esa manera lograr valores absolutos de conteo para este tipo de restos muy abundantes.

Durante la recuperación de los restos vegetales es común encontrar macrofósiles de animales acuáticos provenientes de lagos y turbales, los que también se analizan, ya que contribuyen a la reconstrucción del ecosistema del pasado (Birks, 2001). Los datos obtenidos son graficados estratigráficamente para su interpretación como diagrama de macrofósiles. Estos pueden estar representados como gráficos de presencia/ausencia, de abundancias relativas (valores ordinales), de abundancias absolutas (número de restos por unidad de volumen), e inclusive se puede calcular el número de macrofósiles depositados por unidad de área durante un lapso determinado (número de restos/ cm^2/ año), esto se conoce como tasa de acumulación de macrofósiles (*macrofossil influx*) (Birks y Birks, 1980). Es común encontrar representados conjuntamente los datos de macrofósiles vegetales y los polínicos, lo que facilita su interpretación. Los resultados son graficados utilizando los programas TILIA.GRAPH (TGView 2.0.4; Grimm, 2004) o PSIMPOLL (Bennett, 2009).

RESULTADOS Y DISCUSION: ESTUDIOS COMBINADOS ENTRE MACROFÓSILES VEGETALES Y REGISTROS POLÍNICOS

Comparación de los registros de macrofósiles vegetales y polínicos de la secuencia Cerro Frías

La etapa posterior a la máxima extensión de los glaciares (*ca.* 13.500 a 11.500 años cal. AP), se caracterizó por presentar un paisaje dominado por una estepa graminosa con elementos herbáceos y arbustivos en el área del Cerro Frías, con presencia de *Ephedra* y *Gaultheria* (Fig. 2). En los análisis de macrofósiles vegetales y polínico se registran altos valores de Cyperaceae (Fig. 2), que sugieren que esta familia era predominante en la superficie del mallín.

Entre 11.000 y 7.500 años cal. AP, el análisis polínico registra una disminución en los valores de Poaceae y un incremento del polen de *Nothofagus,* sugiriendo la expansión de *Nothofagus* sobre las laderas bajas de la Península de Magallanes y del Cerro Frías. Esta inferencia está respaldada por la ausencia de este taxón en el conjunto de datos de macrofósiles vegetales, los que indicarían que la línea de bosque no llegó a la zona del mallín. Por lo tanto, se infirió para este periodo el desarrollo de una estepa graminosa-arbustiva con parches de bosque. Tanto el registro polínico como el de macrofósiles vegetales presentan una disminución en los valores de Cyperaceae al comienzo de este periodo. La presencia de macrorrestos de Charophyta (alga macroscópica verde de agua dulce, sensible a cambios ambientales) sugiere la formación de cuerpos de agua quieta o pequeñas lagunas (García, 1994) a lo largo del mallín. Este aumento en la disponibilidad de agua podría estar asociado al derretimiento glacial por un aumento gradual de la temperatura hacia el final de este periodo (Strelin y Malagnino, 2000).

Hacia 7.500 años cal. AP, la concentración de Charophyta disminuye a valores mínimos, y aumenta la concentración de Bryophyta. Además, los resultados polínicos evidencian un aumento de los porcentajes de Cyperaceae, sugiriendo que la composición de la vegetación del mallín estaría dominada por Cyperaceae y Bryophyta.

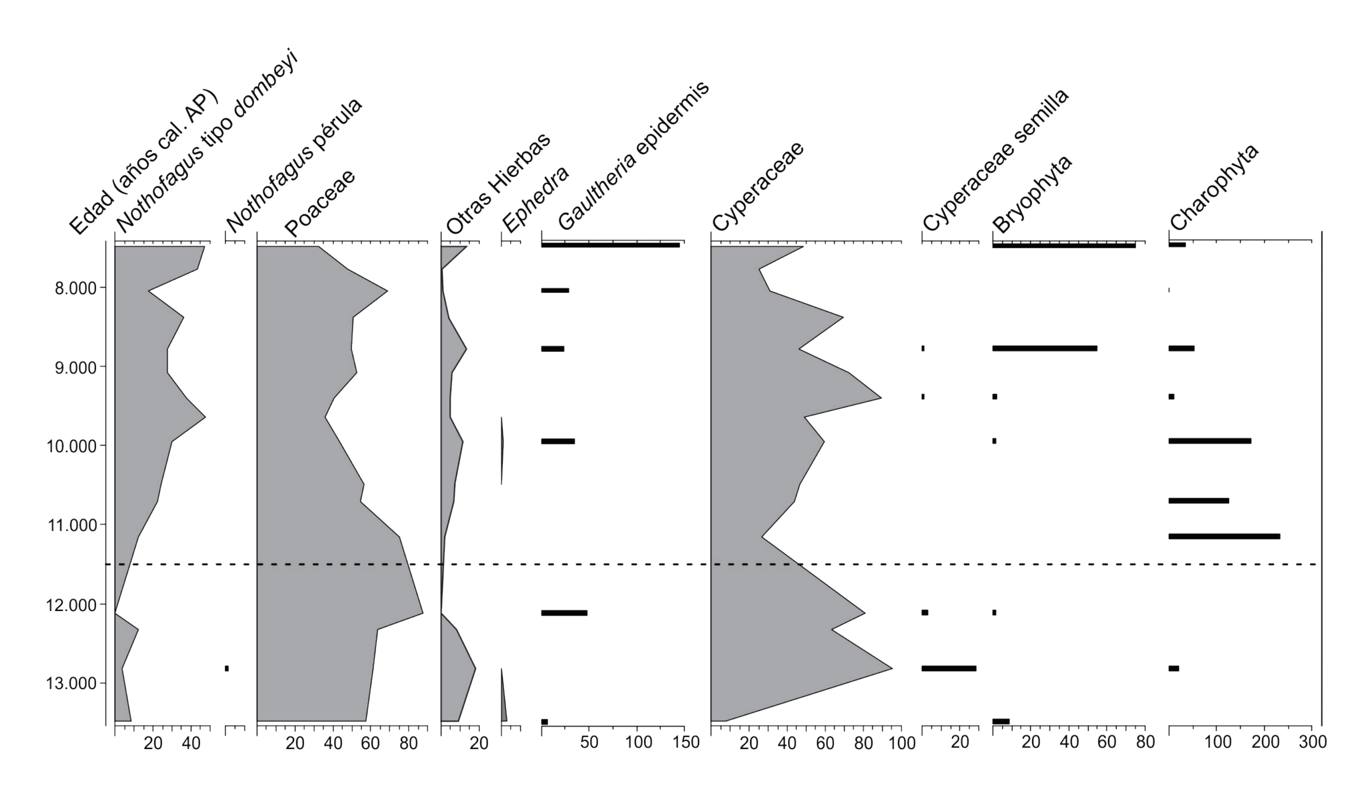


Figura 2. Diagrama polínico en porcentajes (%, silueta) y de macrofósiles en concentración (n° de restos/10 cm^3, barras) de la secuencia Cerro Frías (modificado de Mancini, 2009; Echeverría, 2016).

Comparación de los registros de macrofósiles vegetales y polínicos de la Península Avellaneda

Secuencia Península Avellaneda Alto (PAA). Esta secuencia sugiere para el periodo comprendido entre 11.600 y 9.600 años cal. AP el desarrollo de una estepa graminosa con arbustos y hierbas bajo condiciones frías (Fig. 3). Los altos valores polínicos de *Myriophyllum* y la alta concentración de macrofósiles de Charophyta y semillas de *Juncus* sugieren un cuerpo de agua profundo, posiblemente en relación con el comienzo de la desglaciación para el área del Lago Argentino entre 12.220 y 7.730 años cal. AP (Strelin *et al.*, 2014).

Con el aumento de las precipitaciones y de la temperatura comenzaron los primeros estadios de la expansión de bosques a partir de parches relictuales. Entre 9.600 y *ca.* 7.000 años cal. AP, el análisis polínico muestra un aumento de *Nothofagus*, sin embargo este taxón no se registra en el análisis de macrofósiles vegetales (Fig. 3), lo que sugiere que el comienzo de la expansión de *Nothofagus* ocurrió en las zonas altas de la Península Avellaneda. Además, la ausencia de *Myriophyllum* en el registro polínico, y de Charophyta (solo en una muestra y baja concentración) y *Juncus* en el conjunto de macrofósiles entre *ca.* 9.600 y 7.000 años cal. AP (Fig. 3), sugieren una disminución importante en el nivel del cuerpo de agua y el comienzo de la formación de la turbera.

La presencia de macrofósiles de *Nothofagus* se registra a partir de *ca.* 7.000 años cal. AP (Fig. 3), indicando la expansión local de las poblaciones de bosque del área del Lago Argentino. Conjuntamente, el conjunto polínico presenta altos valores de *Nothofagus*, indicando un bosque cerrado en la Península Avellaneda entre *ca.* 7.000 y 3.600 años cal. AP. Para este periodo los restos de *Sphagnum* sugieren la dominancia de este taxón en la vegetación de la turbera. Posteriormente, el registro de macrofósiles vegetales y polínico presentan una disminución en los valores de *Nothofagus*, hasta los 1.000 y 750 años cal. AP respectivamente, lo que sugiere una apertura en la densidad del bosque.

Los últimos *ca.* 750 años cal. AP comienzan con una caída abrupta en los valores polínicos de *Nothofagus*, y un

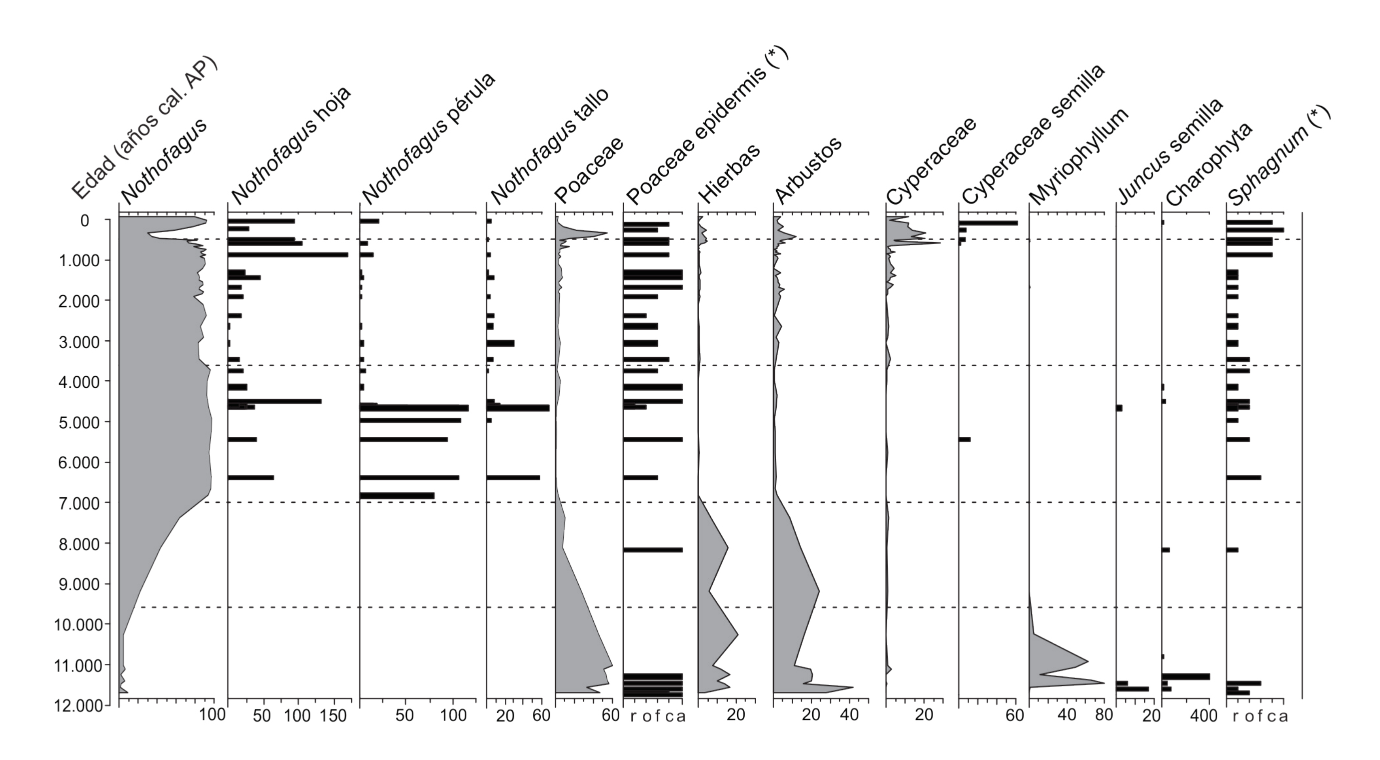


Figura 3. Diagrama polínico en porcentajes (%, silueta) y de macrofósiles en concentración (n° de restos/10 cm³, barras) de la secuencia Península Avellaneda Alto (modificado de Sottile, 2014; Echeverría, 2016). (*) Abundancias relativas: **r**= raro; **o**= ocasional; **f**= frecuente; **c**= común; **a**= abundante.

incremento de los valores de Poaceae hasta los 250 años cal. AP, cuando se restablece el bosque de *Nothofagus*. Además, se presentan altos valores de Cyperaceae (semillas y polen) y macrorrestos de *Sphagnum*, sugiriendo el dominio de estos taxones en la vegetación de la turbera.

Secuencia Península Avellaneda Bajo (PAB). El análisis de macrofósiles vegetales registra, entre los 10.500 y 8.000 años cal. AP, la presencia de restos de Poaceae y tallos de *Gaultheria* y *Embothrium coccineum* (Fig. 4). Luego, hasta los 6.000 años cal. AP, el análisis polínico y de macrofósiles vegetales sugieren una estepa graminosa con elementos arbustivos y herbáceos asociados (Fig. 4).

Posteriormente, los datos polínicos sugieren un bosque con parches de arbustos y hierbas entre 6.000 y 4.000 años cal. AP, sin embargo no se registran macrofósiles de *Nothofagus*, aunque sí se evidencian restos de *Gaultheria* (Fig. 4), género típico del estrato arbustivo del bosque (Pisano Valdés y Dimitri, 1973). Por lo tanto, los valores de *Nothofagus* se corresponden con la expansión del bosque en las zonas altas de la Península Avellaneda, en cambio, las zonas aledañas al mallín PAB estarían caracterizadas por una estepa graminosa-arbustiva con elementos de bosque asociados, *Gaultheria* principalmente, y parches de *Nothofagus*. Esta inferencia está respaldada por la presencia de macrofósiles de *Nothofagus* en la secuencia PAA para este momento (Fig. 3).

Entre 4.000 y 2.000 años cal. AP, el espectro polínico y el de macrofósiles vegetales sugieren una estepa arbustiva caracterizada por Asteraceae subf. Asteroideae, con presencia de hierbas, *Gaultheria* y otros arbustos (Fig. 4). Luego, hasta los 350 años cal. AP, se observa un aumento de los valores polínicos de *Nothofagus* y de macrofósiles de *Gaultheria*, los que sugieren el desarrollo de una estepa graminosa-arbustiva con elementos de bosque asociados. El gran aumento en la concentración de semillas de Cyperaceae (tipo *Scirpus*) y de los valores polínicos de este taxón (Fig. 4), indican la abundancia de esta familia en el mallín PAB durante este periodo.

En los últimos *ca.* 350 años cal. AP los análisis polínicos y de macrofósiles vegetales sugieren el desarrollo de una estepa graminosa a comienzo de este periodo, con presencia de hierbas y parches de bosque, los cuales se expanden hasta el presente. Al final de la secuencia, el mallín PAB se compone de Bryophyta, Juncaceae y Cyperaceae (tipo *Eleocharis*, *Cyperus* y *Carex*) (Fig. 4). Resulta interesante observar el reemplazo de *Scirpus* por *Eleocharis, Cyperus* y *Carex*

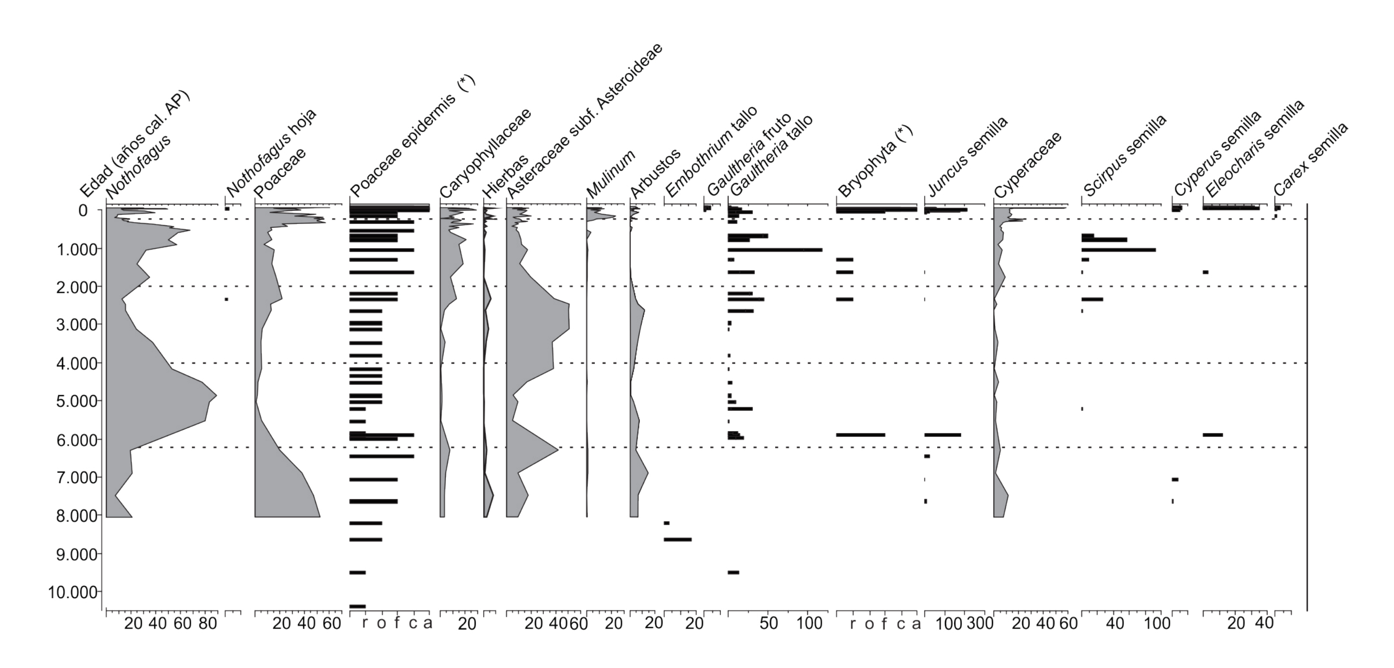


Figura 4. Diagrama polínico en porcentajes (%, silueta) y de macrofósiles en concentración (nº de restos/10cm³, barras) de la secuencia Península Avellaneda Bajo (modificado de Echeverría *et al.*, 2014; Echeverría, 2016). (*) Abundancias relativas: **r**= raro, **o**= ocasional, **f**= frecuente, **c**= común, **a**= abundante.

con posterioridad a *ca.* 350 años cal. AP (Fig. 4). Esto podría deberse a un cambio en el contenido de agua del mallín, ya que las semillas de *Scirpus* son dispersadas por el viento, en cambio la dispersión de las de *Eleocharis*, *Cyperus* y *Carex* está asociada con el agua.

CONSIDERACIONES FINALES

Los turbales contienen un registro detallado de los cambios ambientales y de la biodiversidad del pasado. El análisis de macrofósiles vegetales preservados en estos depósitos ha demostrado ser de gran utilidad para la reconstrucción de las condiciones ambientales existentes a lo largo de su historia.

Particularmente, el estudio de macrofósiles vegetales proveniente de secuencias de turbales reveló una información más detallada de la composición de la vegetación local, permitiendo una reconstrucción ambiental más precisa. Posibilitó corroborar la información polínica e interpretar los cambios de la vegetación a diferentes escalas espaciales.

El análisis de macrofósiles vegetales brindó información de aquellos taxones con baja producción polínica, como *Juncus* (Fig. 3). Además, en la secuencias Cerro Frías y PAA se recuperaron restos de Charophyta, permitiendo una mejor reconstrucción de la vegetación de cada sitio (Figs. 2, 3).

Dado que los macrofósiles, en general, no se dispersan a grandes distancias de la planta parental, se ajustaron los tiempos de colonización y expansión de los bosques de *Nothofagus* luego de la desglaciación. La presencia de restos de hojas, tallos y pérulas de *Nothofagus* en la secuencia PAA a *ca* 7.000 años cal. AP (Fig. 3) indicó la representación y expansión local de las poblaciones de bosque del área del Lago Argentino, ajustando así la información polínica y confirmando la dispersión de polen a partir de áreas fuentes en las zonas altas de la Península Avellaneda. Además, la identificación de los fragmentos de hojas en la secuencia PAA permitió reconocer que aquellas poblaciones estaban compuestas por *Nothofagus pumilio*.

Como el análisis de macrofósiles vegetales permite la identificación de los restos con gran precisión taxonómica y por lo tanto esto constituye una ventaja frente a las determinaciones polínicas, fue posible identificar los géneros *Scirpus*, *Eleocharis*, *Cyperus* y *Carex* de la familia Cyperaceae en los distintos periodos de la secuencia PAB (Fig. 4).

En la secuencia Cerro Frías se puso en evidencia la complementariedad del análisis polínico y de macrofósiles vegetales. En los conjuntos polínicos se identificó a *Ephedra*, taxón que no se registró en el análisis de macrofósiles; de forma inversa, los datos de macrofósiles vegetales registraron a *Gaultheria*, el cual no se reconoció en el análisis polínico. Así, se pudo reconstruir que, entre *ca.*13.500 y 11.500 años cal. AP, el área de la secuencia Cerro Frías presentaba un paisaje dominado por una estepa graminosa con elementos herbáceos y arbustivos, con presencia de *Ephedra* y *Gaultheria* (Fig. 2).

El análisis de macrofósiles vegetales en la secuencia PAB brindó información de la vegetación del periodo comprendido entre 10.500 y 8.000 años cal. AP, porque los niveles fueron polínicamente estériles (Fig. 4); además permitió registrar la presencia de restos de Poaceae, de tallos de *Gaultheria* a 9.500 años cal. AP y de *Embothrium coccineum* a 8.500 años cal. AP.

Este trabajo demuestra la potencialidad del análisis de macrofósiles vegetales para reconstruir las comunidades vegetales y las condiciones paleoambientales en áreas del sur de Patagonia. Además, los resultados resaltan la importancia de la comparación con los conjuntos polínicos fósiles, permitiendo llevar a cabo interpretaciones paleoecológicas más robustas de los cambios de la vegetación durante el Cuaternario tardío.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a Aldo R. Prieto, Laura Caruso Fermé y un revisor anónimo por las sugerencias realizadas al manuscrito. Este trabajo fue financiado por los subsidios: UNMdP EXA836/17; ANPCYT-PICT-2015-0763; CONICET-PIP 414.

BIBLIOGRAFÍA

Bamonte, F.P. y Mancini, M.V. 2011. Palaeoenvironmental changes since Pleistocene–Holocene transition: Pollen analysis from a wetland in southwestern Patagonia (Argentina). *Review of Palaeobotany and Palynology* 165: 103–110.

Barber, K.E. 1993. Peatlands as scientific archives of past biodiversity. *Biodiversity and Conservation* 2: 474–489.

Bennett, K.D. 2009. Psimpoll 4.27: C program for plotting pollen diagrams and analyzing pollen data. Available online from Queen's University of Belfast. World Wide Web: http://www.chrono.qub.ac.uk/psimpoll/psimpoll.html

Birks, H.H. 1973. Modern macrofossil assemblages in lake sediments in Minnesota. En: H.J.B. Birks y R.G. West (Eds.), *Quaternary plant ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, p. 173–189.

Birks, H.H. 1980. Plant macrofossils in Quaternary lake sediments.

Archiv für Hydrobiologie 15: 1–60.

Birks, H.H. 1994. Plant macrofossils and the nunatak theory or perglacial survival. *Dissertationes botanicae* 234: 129–143.

Birks, H.H. 2001. Plant Macrofossils. En: W.M. Last y J.P. Smol (Eds.), *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments.* Kluwer Academic Publishers, p. 49–74.

Birks, H.H. 2007. Plant macrofossil introduction. En: S.A. Elias (Ed.), *Encyclopedia Quaternary Science.* Elsevier, Amsterdam, p. 2266–2288.

Birks, H.H. 2008. The late–Quaternary history of arctic and alpine plants. *Plant Ecology Diversity* 1: 135–146.

Birks, H.H. 2013. Plant macrofossils: introduction. En: S.A. Elias y C.J. Mock (Eds.), *Encyclopedia of Quaternary science. 2da Edn.* Elsevier, Amsterdam, p. 593–612.

Birks, H.H. y Birks, H.J.B. 2003. Reconstructing Holocene climates from pollen and plant macrofossils. En: A.W. Mackay, R.W. Battarbee, H.J.B. Birks, y F. Oldfield (Eds.), *Global change in the Holocene.* Arnold, London, p. 342–357.

Birks, H.H. y Birks, H.J.B. 2006. Multi-proxy studies in palaeolimnology. *Vegetation History and Archaeobotany* 15: 235–251.

Birks, H.J.B. 2014. Challenges in the presentation and analysis of plant-macrofossil stratigraphical data. *Vegetation History and Archaeobotany* 23: 309–330.

Birks, H.J.B. y Birks, H.H. 1980. *Quaternary Palaeoecology*. Arnold, London, 289 p.

Birks, H.J.B. y Seppä, H. 2010. Late-Quaternary palaeoclimatic research in Fennoscandia - a historical review. *Boreas* 39: 655–673.

Chambers, F.M., Mauquoy, D., Brain, S.A., Blaauw, M. y Daniell, J.R.G. 2007. Globally synchronous climate change 2800 years ago: Proxy data from peat in South America. *Earth and Planetary Science Letters* 253: 439–444.

Davis, M.B. 2000. Palynology after Y2K – understanding the source area of pollen in sediments. *Annual Review of Earth and Planet Science* 28: 1–18.

Echeverría, M.E. 2016. [*Paleoecología de los bosques de* Nothofagus *del Sudoeste de Patagonia durante el Holoceno*. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina, 104 p. Inédita.].

Echeverría, M.E., Sottile, G.D., Mancini, M.V. y Fontana, S.L. 2014. *Nothofagus* forest dynamics and palaeoenvironmental variations during the mid and late Holocene, in southwest Patagonia. *The Holocene* 24: 957–969.

Fægri, K. e Iversen, J. 1989. *Textbook of pollen analysis. 4ta Edn.* J. Wiley y Sons, 314 p.

Fries, M. 1966. Lennart von Post´s pollen diagram series of 1916. *Review of Palaeobotany and Palynology* 4: 9–13.

García, A. 1994. Charophyta: their use in paleolimnology. *Journal of Paleolimnology* 10: 43–52.

Grimm, E. 2004. Tilia y TGView 2.0.2 Software. Illinois State Museum. Research and Collection Center. Springfield, USA.

Huber, U.M. y Markgraf, V. 2003. Holocene re frequency and climate change at Rio Rubens Bog, southern Patagonia. En T.T. Veblen, W.L. Baker, G. Montenegro, y T.W. Swetnam (Eds.), *Fire and climatic change in temperate ecosystems of the western Americas. Ecological Studies* 160. New York, Springer, p. 357–80.

Janssens, J.A. 1983. A quantitative method for stratigraphic analysis of bryophytes in Holocene peat. *Journal of Ecology* 71: 189–196.

Mancini, M.V. 2007. Variabilidad climática durante los últimos 1000 años en el área de Cabo Vírgenes, Argentina. *Ameghiniana* 44: 173–182.

Mancini, M.V. 2009. Holocene vegetation and climate changes from a peat pollen record of the forest-steppe ecotone, Southwest of Patagonia (Argentina). *Quaternary Science Reviews* 28: 1490–1497.

Markgraf, V. y Huber, U.M. 2010. Late and postglacial vegetation and fire history in southern Patagonia and Tierra del Fuego. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 297: 351–366.

Mauquoy, D., Blaauw, M., van Geel, B. *et al.* 2004. Late Holocene climatic changes in Tierra del Fuego based on multiproxy analyses of peat deposits. *Quaternary Research* 61: 148–158.

Mauquoy, D., Hughes, P. y Van Geel, B. 2010. A protocol for plant macrofossil analysis of peat deposits. *Mires and Peat* 7: 1–5.

Moore, D.M. 1978. Post-glacial vegetation in the South Patagonian territory of the giant ground sloth, *Mylodon*. *Botanical Journal of the Linnean Society* 77: 177–202.

Moreno, P.I., Francois, J.P., Villa-Martínez, R.P. y Moy, C.M. 2009. Millennial-scale variability in Southern Hemisphere westerly wind activity over the last 5000 years in SW Patagonia. *Quaternary Science Reviews* 28: 25–38.

Nathorst, A.G. 1870. Om några arktiska växtlämningar I en sötvattenslera vid Alnarpi Skåne. *Lunds Universitet Årsskrift* 7–17. [Sueco].

Pérez Moreau, R.A. 1959. *Reseña botánica sobre el Lago Argentino*. 1st. Edn., Instituto Nacional del Hielo Continental Patagónico, Buenos Aires, 35 p.

Pisano Valdés, E. y Dimitri, M.J. 1973. Estudio Ecológico de la Región Continental Sur del área Andino-Patagónica. *Anales del Instituto de la Patagonia* 4: 207–271.

Savoretti, A., Fernández, D.A., Iglesias, A. y Ponce, J.F. 2017. Aportes metodológicos para el análisis cuantitativo de macrorrestos de briofitas en turberas. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 52: 371–381.

Schäbitz, F. 1991. Holocene vegetation and climate in Southern Santa Cruz, Argentina. *Bamberger Geographische Schriften* 11: 235–244.

Seppä, H. 2007. Pollen analysis, Principles. En: S. Elias (Ed.), *Encyclopedia of Quaterrnary Science*. Elsevier, Amsterdam, p. 2486–2497.

Sottile, G. 2014. [*Historia de la vegetación vinculada a disturbios de incendios durante el Holoceno en el ecotono bosque-estepa de Santa Cruz, Argentina.* Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina, 145 p. Inédita.].

Sottile, G.D., Echeverría, M.E., Mancini, M.V., Bianchi, M.M., Marcos, M.A. y Bamonte, F.P. 2015. Eastern Andean environmental and climate synthesis for the last 2000 years BP from terrestrial pollen and charcoal records of Patagonia.*Climate of the Past, open discussion* 11: 2121–2157.

Strelin, J.A. y Malagnino, E.C. 2000. Late-Glacial history of Lago Argentino, Argentina, and age of the Puerto Banderas moraines. *Quaternary Research* 54: 339–347.

Strelin, J.A., Kaplan, M.R., Vandergoes, M.J., Denton, G.H. y Schaefer, J.M. 2014. Holocene glacier history of the Lago Argentino basin, Southern Patagonian Icefield. *Quaternary Science Review* 101: 124–145.

Tonello, M.S., Mancini, M.V. y Seppä, H. 2009. Quantitative reconstruction of Holocene precipitation changes in southern Patagonia. *Quaternary Research* 72: 410–420.

Tralau, H. 1963. The recent and fossil distribution of some boreal and arctic montane plants in Europe. *Arkiv für Botanik* 5: 533–582.

Van der Putten, N., Stieperaere, H. y Verbruggen, C. 2004. Holocene

palaeoecology and climate history of South Georgia (sub-Antarctic) based on a macrofossil record of bryophytes and seeds. *The Holocene* 14: 382–392.

Van der Putten, N., Verbruggen, C., Björck, S., de Beaulieu, J.L., Barrow, C.J. y Frenot, Y. 2012. Is palynology a credible climate proxy in the Subantarctic?. *The Holocene* 22: 1113–1121.

Villa-Martínez, R.P. y Moreno, P.I. 2007. Pollen evidence for variations in the southern margin of the westerly winds in SW Patagonia over the last 12,600 years. *Quaternary Research* 68: 400–409.

Walker, D. y Walker, P.M. 1961. Stratigraphic Evidence of Regeneration in Some Irish Bogs. *Journal of Ecology* 49: 169–185.

Watts, W.A. y Winter, T.C. 1966. Plant macrofossils from Kirchner Marsh, Minnesota – a paleoecological study. *Geological Society of America Bulletin* 77: 1339–1360.

Wille, M. y Schäbitz, F. 2009. Late-Glacial and Holocene climate dynamics at the steppe-forest ecotone in southermost Patagonia, Argentina: the pollen record from a fen near Brazo Sur, Lago Argentino. *Vegetation history and Archeobotany* 18: 225–234.

Doi: 10.5710/PEAPA.10.07.2018.250

Recibido: 5 de octubre de 2017
Aceptado: 10 de julio de 2018